Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus Myotis myotis

Von Anton Kolb

Eingang des Ms. 2. 2. 1973

Einleitung

Die bei der Kotanalyse gefundenen Reste flugunfähiger Insekten bzw. Larven (Kolb 1958) ließen vermuten, daß Mausohren ihre Nahrung auch vom Boden aufnehmen und dort sowohl zur Nahrungssuche als auch zur Nahrungsauswahl den Geruchssinn benutzen dürften. In zahlreichen Versuchen (Kolb 1958, 1961) konnte nachgewiesen werden, daß dies auch zutreffend ist. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, daß Mausohren auch zur Nahrungsauswahl in der Luft den Geruchssinn heranziehen. Die histologischen (Kolb und Pisker 1964) und die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen des Riechepithels (Kolb 1971) haben ergeben, daß Fledermäuse auf Grund ihrer zahlreichen und wohldifferenzierten Riechzellen alle Voraussetzungen für die Leistungsfähigkeit dieses Organs mitbringen. Die genaue Beobachtung des Riechverhaltens ließ nun ein interessantes Detail erkennen, das es erlaubt, eine Reihe von Verhaltensweisen zu erklären, die bisher problematisch waren.

Riechverhalten

Dieses Verhalten läßt sich auf die Beschreibung von drei verschiedenen Situationen beschränken:

1. Bei der Nahrungssuche auf dem Boden läuft ein Mausohr langsam schnuppernd, den Kopf leicht nach oben und unten sowie seitlich bewegend, über ein mit Moos und dgl. ausgelegtes Futterfeld. Es vermag hierbei alle abgetöteten, im Moos versteckten Käfer ausfindig zu machen. Errichtet man verschiedene Mooshäufchen und beschickt nur einen Teil von ihnen mit abgetöteten Insekten, so vermag es, wie der entspre-

chende wissenschaftliche Film (KOLB 1966) deutlich zeigt, mit Sicherheit beschickte und unbeschickte zu unterscheiden. In ein als beködert erkanntes Häufchen stößt es mit Vehemenz hinein. Während dieser Suchaktion auf dem Boden hält das Tier das Maul dauernd geöffnet (Abb. 1).

2. Nicht nur beim Laufen auf dem Boden, sondern auch im Fluge, wenn ein Tier das Futterfeld überfliegt und ggf. auch an einer Stelle rüttelt, vermag das Mausohr ein totes Insekt zu orten, das im ausgebreiteten Moos versteckt ist. Es



Abb. 1. Mausohr, mit geöffnetem Maul auf dem Boden laufend

278 A. Kolb

läßt sich an der betreffenden Stelle nieder und beginnt, wie in 1 beschrieben, zu suchen. Baut man einzelne Mooshäufchen auf und ködert nur einige von ihnen mit toten Insekten, so läßt es sich nur auf ein beködertes Häufchen nieder. Beim An- bzw. niedrigen Überfliegen des Futterfeldes hält das Tier das Maul ebenfalls geöffnet und neigt zudem den Kopf stark nach unten (Abb. 2).

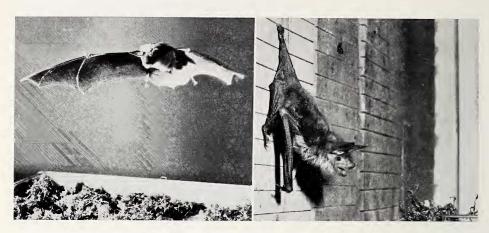


Abb. 2 (links). Mausohr bei einem Anflug auf das Futterfeld. Der Kopf ist gesenkt, das Maul geöffnet. — Abb. 3 (rechts). Mausohr an der Wand hängend, öffnet bei Vorhalten eines im Moos verborgenen Käfers das Maul

3. Reicht man einem an einer Wand oder Pfosten hängenden Tier ein Insekt, so öffnet es geraume Zeit vor dem Zugriff das Maul, bewegt mitunter hierzu den Kopf etwas und schnappt erst dann zu (Abb. 3).

Von den drei geschilderten Situationen gab besonders die erste Anlaß zu einer näheren Untersuchung, da es keine Erklärung dafür gibt, warum ein auf dem Boden laufendes Tier das Maul dauernd offen hält und noch dazu den Kopf wippend be-

wegt. Bei den in 2 und 3 beschriebenen Situationen ließe sich das Offenhalten des Maules ggf. noch mit der Aussendung von Ultraschallauten zum Zwecke der Ortung

erklären.

Laute

Wir hielten nun einem an der Wand hängenden Tier zugleich mit einem Mistkäfer ein Ultraschallmikrophon vor und siehe da, auf dem Bildschirm des Oszillographen waren Impulse zu sehen. Doch hatten sie mit den allgemein bekannten Oszillogrammen der Ultraschallaute von Myotis myotis nicht die geringste Ahnlichkeit. Das Oszillogramm dieser Impulse war viel kürzer, die Amplituden viel schmäler, die Frequenz viel niedriger.

Nun bauten wir das Ultraschallmikrophon in das Moos des Futterfeldes ein, um die Suchaktionen der auf dem Boden laufenden Tiere, die ja durch ihr eigenartiges Verhalten den Anstoß zu dieser Untersuchung gaben, zu überprüfen. Auch hier bekamen wir die gleichen Ergebnisse wie oben. Die Tiere stießen beim Laufen, bisweilen auch beim Sitzen auf dem Boden, durch das offene Maul Laute aus, die sich, wie oben erwähnt, deutlich von den Ultraschallauten zum Zwecke der Ortung unterschieden.

Schließlich wurde das Ultraschallmikrophon in beköderte Mooshäufchen eingebaut, um die eventuellen Laute eines anfliegenden Tieres feststellen zu können. Immer, wenn die Versuchstiere mit geöffnetem Maul in geringer Höhe über das Futterfeld flogen, konnten wir auf dem Bildschirm die oben skizzierten Oszillogramme dieser Laute beobachten.

Die genannten Laute wurden in allen Situationen auch mit einem Tonbandgerät aufgenommen. Besonders aufschlußreich war jedoch die Erfassung dieser Laute mit dem Oszillographen "Tetronix 545 B" mit Einschub¹ und die mit einer angebauten Polaroid-Kamera aufgenommenen Oszillogramme, die von einem hängenden Tier, wie in Situation 3 geschildert, gemacht wurden.

Um die Beschreibung übersichtlich zu gestalten, möchte ich die von Fledermäusen abgegebenen Laute ihrer Funktion entsprechend benennen. Die oben skizzierten Laute bezeichne ich als Riechlaute, die zum Zwecke der Ortung bzw. Orientierung abgegebenen Ultraschallaute dagegen als Ortungslaute und die meist im Hörbereich abgegebenen Laute, die das körperliche Behagen bzw. Unbehagen und dgl. zum Ausdruck bringen, als Ausdruckslaute.

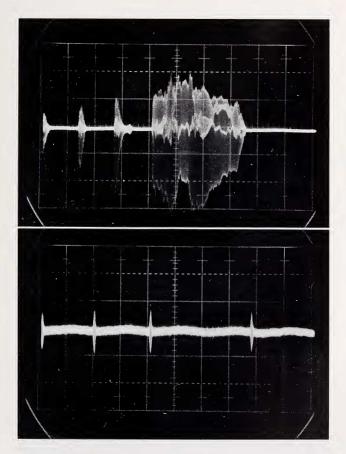


Abb. 4 (oben). Oszillogramm — Gesamtlänge 10 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit
 Riechlauten und 1 Ortungslaut — Abb. 5 (unten). Oszillogramm — Gesamtlänge 100 msec,
 Ordinate 20 mV/Teilung — zeigt 4 Riechlaute mit verschieden großen Intervallen

¹ Für die Aufnahme dieser Oszillogramme habe ich von der Fa. Siemens, Erlangen, den Herren Gassong und Streiter zu danken; für die Beratung bei der Auswertung derselben Herrn Dr. Krauth, Institut f. Satellitenelektronik, Oberpfaffenhofen.

280 A. Kolb

Beschreibung der Riechlaute

In Abb. 4 sind die Oszillogramme von drei Riechlauten und von einem, wenn auch untypischen, Ortungslaut zu sehen. Aus dieser Abbildung geht hervor, daß Riechlaute mitunter abwechselnd mit Ortungslauten ausgestoßen werden. Meist ist jedoch eine einheitliche Folge dieser gleichgearteten Laute festzustellen. Die Riechlaute werden zudem, wie bekanntlich auch die Ortungslaute, mit variierenden Intervallen abgegeben. Eine sehr schnelle Folge von etwa vier Riechlauten ist häufig während des Anfluges auf einen Köder unmittelbar vor dem Niederlassen oder bei anderen Situationen immer dann festzustellen, wenn sich Versuchstiere der Nahrung bzw. einem Köder nähern.

Der Abb. 5 ist zu entnehmen, daß das kürzeste Intervall dabei ca. 10 msec beträgt. Aus dieser Abbildung, besonders jedoch aus Tonbandaufnahmen, geht außerdem hervor, daß die Zahl dieser Laute pro Sekunde bei der Abgabe einer Folge von Riechlauten bedeutend geringer ist, als sich aus den kürzesten Intervallen berechnen läßt. Maximal beträgt die Zahl der Riechlaute etwa 14/sec.

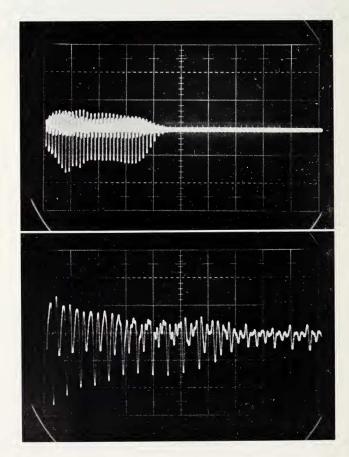


Abb. 6 (oben). Oszillogramm — Gesamtlänge 5 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit einer Grundfrequenz von 16 kHz und besonders gut ausgeprägter erster Oberwelle — Abb. 7 (unten). Oszillogramm — Gesamtlänge 1 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit einer Grundfrequenz von 20 kHz und 4 Oberwellen

Die Frequenz dieser Laute variiert ebenfalls. In der Abb. 6 zeigt ein von dem Oszillographen zeitgedehntes Oszillogramm eine Frequenz von 16 kHz. Das ebenfalls Oszillozeitgedehnte gramm eines anderen Impulses (Abb. 7) weist dagegen eine Frequenz von ca. 20 kHz auf. Die Frequenz der Impulse fällt in ihrem Verlauf kaum ab. Für einen Teil der Riechlaute besteht somit die Möglichkeit, daß sie von einem jüngeren

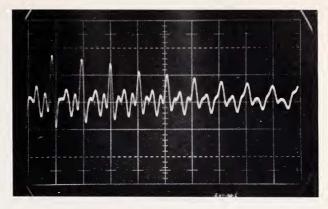


Abb. 8. Oszillogramm — Gesamtlänge 0,5 msec, Ordinate 20 mV/Teilung — mit einer Grundfrequenz von 20 kHz und 3 Oberwellen

Menschen noch gehört werden können.

Häufig treten auch Oberwellen auf. Im Oszillogramm (Abb. 6) ist besonders die erste Oberwelle klar zu erkennen. Bei noch stärkerer Zeitdehnung (Abb. 7) ist sogar noch die 4. Oberwelle erkennbar. Die Oberwellen sind jedoch nicht in jedem Impuls in der gleichen Zahl vorhanden; so treten z. B. im Oszillogramm der Abb. 8 insgesamt nur 3 Oberwellen auf.

Die Länge der Impulse ist gewissen Schwankungen unterworfen, wie ebenfalls den Abb. 4 und 5 zu entnehmen ist. Doch sind es überwiegend sehr kurze Impulse, deren Länge zwischen 1 und 2 msec schwankt.

Über die Intensität der Riechlaute können keine genauen Angaben gemacht werden. Ein Vergleich mit den Amplituden des Ortungslautes in Abb. 4 läßt jedoch auf eine viel geringere Intensität als bei den Ortungslauten schließen. Zugleich zeigen die verschieden großen Amplituden der einzelnen Riechlaute, daß auch ihre Intensität gewissen Schwankungen unterworfen ist. Bei der Wiedergabe der auf Tonband aufgenommenen Laute mit halber Geschwindigkeit kann man ebenfalls eine geringe Schwankung der Intensität feststellen. Die Laute klingen dabei hohl und hören sich an, wie wenn man auf Holz klopft.

Funktion der Riechlaute

Die Frage nach der Aufgabe bzw. Funktion der Riechlaute ist wohl die schwierigste, wenn auch kein Zweifel darüber bestehen dürfte, daß sie nicht funktions- bzw. bedeutungslos sind. Die Tatsache, daß diese Laute immer ausgestoßen werden, wenn die Tiere Nahrung suchen oder kurz bevor sie Beute ergreifen, läßt den Gedanken aufkommen, daß sie wahrscheinlich mit der Erkennung bzw. Auswahl von Nahrung zu tun haben. Zur Lösung dieser Frage wurden zahlreiche, recht verschieden geartete Versuche angestellt. Doch sollen nur diejenigen Versuche kurz geschildert werden, die eine eindeutige Aussage erlauben. So wurde ein Mistkäfer aus Kunststoff hergestellt und einem Mausohr vorgehalten. Es öffnete zwar das Maul, erzeugte die üblichen Laute, machte jedoch keine Miene zuzugreifen. Um die genaue morphologische Identität der Formen zu wahren und deren Bedeutung zu erfassen, wurde ein abgetöteter Mistkäfer in Lack getaucht, getrocknet und einem Tier geboten. Wiederum öffnete dieses das Maul, aber auch hier erfolgte kein Zugriff. Weiterhin wurden den Ver-

282 A. Kolb

suchstieren tote Mehlwürmer oder Mistkäfer gereicht, die in einem Büschel von Moos versteckt und von einer Pinzette gehalten waren. Hier erfolgte nach dem Offnen des Maules und der Abgabe von Lauten immer ein Zugriff. Dieser Zugriff blieb aus, wenn wir vom Moos umhüllte künstliche Objekte oder gelackte Mistkäfer gaben. Er erfolgte jedoch auch dann, wenn wir ihnen z. B. von Moos umhüllten Brei von zermörserten Käfern vorsetzten.

Diese Versuche zeigen, daß die Feststellung der Tiere, ob es sich bei den vorgegebenen Objekten um Beute handelt oder nicht, unabhängig von Form und Gestalt getroffen wird, da bestimmte Versuchsanordnungen die Bildung von gestaltvermittelnden Echos verhinderten. So konnte einerseits durch die Darbietung der reinen Form der Nahrung (lackierte Käfer – kein Zugriff), andererseits durch die Verhinderung von gestaltvermittelnden Echos (Käfer in Moos gehüllt bzw. zerquetscht – trotzdem Zugriff) bewiesen werden, daß diese Laute mit der akustischen Ortung und somit mit der Vermittlung von Formen nichts zu tun haben. Einen deutlichen Beweis hierfür bieten auch die vor einigen Jahren durchgeführten Versuche (Kolb 1961), wobei u. a. lebende Mistkäfer mit dem Brei zermörserter Kartoffelkäfer bestrichen und dann von den Versuchstieren (Kartoffelkäfer sind ihnen widerlich) nicht ergriffen wurden. Es bleibt also nur die eine Möglichkeit, daß diese Laute mit der geruchlichen Wahrnehmung in Zusammenhang stehen. Hierzu möchte ich folgende Vorstellung entwickeln:

Die Riechlaute werden wie die Ortungslaute von Myotis myotis durch das Maul ausgestoßen. Sie lösen oberflächlich haftende Moleküle an der Beute ab, wirbeln sie auf, erhöhen dadurch deren Konzentration und vergrößern den damit verbundenen Bereich der Duftwahrnehmung. Ein durch den Flügelschlag entstehender Luftstrom vermag zudem einem fliegenden Mausohr Duftstoffe zuzuführen, insbesondere wenn es niedrig über dem Boden fliegt oder z. B. einen Schmetterling von der Wand abnimmt. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß der bei der Bildung von Riechlauten entstehende Luftstrom von der Beute reflektiert wird und Duftstoffe zu der schallenden Fledermaus transportiert. Daß dieser Vorgang sich nur innerhalb kurzer Entfernungen abspielen kann, ergibt sich sowohl aus der geringen Reichweite dieser Laute als auch aus der typischen Verhaltensweise des Mausohrs.

Die Sicherheit der olfaktorischen Ortung kann schon auf Grund der Sachlage nicht so genau sein wie die akustische. Dies ist sehr gut zu sehen in dem wiss. Film "Sinnesleistungen des Mausohres bei der Nahrungsaufnahme vom Boden" (Kolb 1966), wo der erste Versuch dieses Tieres, einen Mistkäfer zu ergreifen, der am Rande einer Wasserschale liegt, danebengeht und erst der zweite Zugriff erfolgreich ist. Dies mag damit zusammenhängen, daß der reflektierte Luftstrom eine breite Streuung hat bzw. durch dazwischen liegendes Moos, Laub und dgl. abgelenkt wird und daher keine präzise Ortung möglich ist. Doch kann man sehr genau erkennen, daß ein Mausohr der zunehmenden Konzentration eines Duftes folgt und unmittelbar an der Stelle höchster Intensität auch zugreift, ohne die Beute hierbei immer sicher fassen zu können, weil entweder der Zugriff um einige Zentimeter danebengeht oder die Beute kurz zuvor die Stelle verlassen hat bzw. entfernt wurde. Das gleiche Verhalten kann man auch bei einem Jagdhund beobachten, der einer Fährte folgt und dann mit scharfem Zugriff in ein Hasenlager stößt, das der Hase unmittelbar zuvor verlassen hat. Ein Verhalten, das sich ebenfalls nach der zu- bzw. abnehmenden Duftkonzentration orientiert, vermuten auch Schmidt und Greenhall bei Vampirfledermäusen. Die olfaktorische Ortung des Mausohrs steht somit der akustischen, die auf den Quadratzentimeter (Kolb 1966) genau erfolgt, zwar um einiges nach, ist jedoch von großer Wichtigkeit. Bei der Suche nach Nahrung, besonders nach sitzender bzw. Bodennahrung, ist das Zusammenwirken von akustischer und olfaktorischer Ortung nötig.

Diskussion

Wird man zum ersten Male mit den Vorstellungen über Riechlaute konfrontiert, so ist man im Augenblick etwas eigenartig berührt, weil sie, so hat man den Eindruck, hier einmalig aufzutreten scheinen. Beobachtet man jedoch das Riechverhalten anderer Tiere, so kann man feststellen, daß dies nicht zutreffend ist und Ähnliches sowohl bei manchen Säugetieren wie auch beim Menschen anzutreffen ist.

In der Literatur habe ich nur bei HERTER (1938) die Angabe gefunden, daß der Igel in seinem Biotop langsam umhergeht und beim Schnüffeln die Lust oft laut vernehmbar einzieht und ausstößt. Außerdem ist bekannt, beriecht z. B ein Rind ein vorgehaltenes Büschel Gras, so stößt es Luft durch die Nase mit solcher Intensität aus, daß dies gut hörbar und an der Hand spürbar ist. Beriecht ein Rind Wasser, so wirft die durch die Nase ausgestoßene Luft sogar leichte Wellen auf. Ein ähnliches Verhalten können wir bei Hunden beobachten. Verfolgt z.B. ein Jagdhund eine Fährte, so stößt er beim Schnuppern gut hörbar Luft durch die Nase aus und zieht diese mit etwas weniger Intensität, aber trotzdem hörbar wieder durch die Nase ein. Schließlich prüfen auch manche Weinkenner (so ließ ich mir erzählen) den vorgesetzten Trunk durch Beriechen, indem sie Lust einmal kräftig durch die Nase in das Glas ausstoßen und diese anschließend mit den aufgewirbelten Duftstoffen portionsweise durch die Nase wieder einziehen. Vollzieht man dies nach, so ist man überrascht, daß die Duftintensität dadurch um etwa das 3fache zunimmt und somit diese Prozedur von erheblicher Bedeutung ist. Mag zur Erhöhung des Geruchsempfindens bei diesen Beispielen auch das Freimachen des olfaktorischen Raumes von Residualluft und das anschließende Füllen mit Frischluft eine gewisse Rolle spielen, so fällt dies beim Mausohr weg, da es die Laute nur durch das Maul ausstößt. Außerdem stößt das Mausohr diese Laute nur dann aus, wenn es nach Beute sucht oder ein vorgehaltenes Objekt auf Genießbarkeit überprüft.

Lt. brieflicher Mitteilung2 sind grundsätzlich auch Ultraschallaute durch den hierbei entstehenden Luftstrom in der Lage, Duftstoffe zu transportieren. Bedenkt man, daß Fledermäuse ihre Ortungslaute mit großer Intensität abgeben, so dürften nicht nur die genannten Riechlaute, sondern auch die Ortungslaute durch den entstehenden Luftstrom befähigt sein, auf kurze Strecken den Transport von Duftstoffen durchzuführen. Somit käme den Ortungslauten eine doppelte Funktion zu, nämlich, sowohl die Echos zur Ortung als auch Duftstoffe zur olfaktorischen Prüfung, ob es sich um Beute handelt oder nicht, zu liefern. Diese Annahme würde auch frühere Befunde erklären (Kolb 1961), bei denen Mausohren an Zwirnsfäden aufgehangene, ihnen nicht schmeckende Käfer selbst im Fluge auf eine Distanz von etwa 20 cm von anderen zu unterscheiden lernten. Auch die von Griffin (1965/66) angestellten Versuche – er warf Mehlwürmer und ähnlich gestaltete, ungenießbare Scheiben in die Luft und die Versuchstiere lernten beides im hohen Prozentsatz zu unterscheiden - würden eine ergänzende Erklärung finden, bei der Annahme, daß die zur Ortung ausgestoßenen Ultraschallaute eine Doppelfunktion haben und den Tieren sowohl Echos wie auch Duftstoffe vermitteln. Diese Annahme würde bedeuten, daß Riechlaute von Fledermäusen nur ausgestoßen werden, wenn es der mehr Anstrengung erfordernden Aussendung von Ortungslauten nicht bedarf. Auch dies stünde nicht im Widerspruch zu den bis jetzt vorliegenden Ergebnissen, die zu erweitern und zu vertiefen wir z. Z. bestrebt sind.

² Herrn Prof. Dr. M. R. Schroeder, Göttingen, danke ich bestens für diese Auskunft.

Zusammenfassung

Das Mausohr (Myotis myotis) vermag mit Hilfe des Geruchssinnes sowohl bei niedrigem Flug als auch beim Laufen auf dem Boden sogar im Moos versteckte Insekten zu orten und zugleich eine Nahrungsauswahl zu treffen. Während dieser Suchaktion hält es das Maul dauernd geöffnet und stößt Laute aus, die an der Grenze des Hör-Ultraschallbereiches liegen. Eine funktionsbezogene Einteilung aller Fledermauslaute in Ortungs-, Riech- und Ausdruckslaute wird notwendig. Die Oszillogramme der Riechlaute zeigen eine Frequenz von 16-20 kHz, eine Länge von 1-2 msec, variierende Intervalle, eine geringe Intensität und ca. 14 Impulse pro Sekunde. Die Funktion der Riechlaute wird im Lösen und Aufwirbeln von Duftmolekülen an der Oberfläche der Beute und in der damit verbundenen Erhöhung der Duftkonzentration gesehen. Ein durch den Flügelschlag bzw. bei der Erzeugung von Riechlauten entstehender Luftstrom dürfte zudem, an der Beute reflektiert, dem Mausohr Duftstoffe zuführen. Da grundsätzlich auch Ultraschallaute durch den entstehenden Luftstrom in der Lage sind, Duftstoffe zu transportieren, wird angenommen, daß die Ortungslaute eine Doppelfunktion haben.

Summary

Olfactory behaviour and olfactory sounds of the bigger Mouse-eared Bat (Myotis myotis)

Using olfaction the bigger Mouse-eared Bat (Myotis myotis) is capable of locating insects hidden in moss during low flight as well as while stalking on the ground, taking it's choice of food at the same time. During this tracking it keeps it's mouth constantly opened emitting sounds on the borderline of the audible-ultrasonic range. With reference to function a classification of bat sounds is desirable into those of orientation, olfaction and expression. Oscillograms of olfactory sounds show a frequency of 16 bis 20 kc/sec, a duration of 1-2 msec, varying intervals, low intensity, and approx. 14 pulses per sec.

Functionally olfactory sounds are thought to detach and to whirl up molecules of odorous substances on the prey's surface, thereby increasing scent concentration. Air streams originating from flapping of wings or generation of olfactory sounds respectively should moreover convey odorous substances to the Mouse-eared Bat following their reflection by the prey.

Ultrasonic sounds being fundamentally in a position to convey odorous substances via the current of air so produced, a twofold function of orientation sounds is assumed.

Literatur

- Eisentraut, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse. Leipzig: Verlag Paul Schöps.
- GRIFFIN, D. R. (1966): Discriminative Echolocation by Bats. Les Systèmes Sonars Animaux,
- Biologie et Bionique. Ed.: R. G. Busnel, Frascati.

 GRIFFIN, D. R.; FRIEND, J. H.; WEBSTER, F. A. (1965): Target discrimination by the echolocation of bats. J. Exptl. Zool. 158, 155—168.
- HERTER, K. (1938): Die Biologie der europäischen Igel. Leipzig: Verlag Paul Schöps.
- KOLB, A. (1958): Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierkunde 23, 83-94.
- (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. 44, 550-564.
- (1966): Sinnesleistungen der Fledermaus Myotis myotis bei der Nahrungsaufnahme vom Boden. Wiss. Film C 884/1964, Göttingen.
- (1971): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. Z. Säugetierkunde 36, 202-213.
- Kolb, A.; Pisker, W. (1964): Über das Riechepithel einiger einheimischer Fledermäuse. Z. Zellforschung 63, 673—681.
- Schmidt, U.; Greenhall, A. M. (1971): Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse (Desmodus rotundus). Z. vergl. Physiol. 74, 217—226.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. A. Kolb, Biologisches Institut, 86 Bamberg, Jesuitenstr. 2